



全国高等农业院校教材

全国高等农业院校教材指导委员会审定



# 昆虫生态 及预测预报

(第二版)

● 张孝羲 主编

● 植物保护专业  
昆虫专业

中国农业出版社

全国高等农业院校教材

# 昆虫生态及预测预报

(第二版)

张孝羲 主编

植物保护专业 昆虫专业 用

中国农业出版社

## 序

《昆虫生态及预测预报》第一版作为全国农业院校试用教材于1985年出版。第一版参加编写人员有张孝羲(主编)、李运骥(副主编),还有陈常铭、廖顺源、耿济国、程遐年、张国安。1987年曾获国家教委优秀教材奖。第一版至今已经十年了。在此期间生态学已有不少进展,我们又收集了各方面的宝贵意见,加上我们自身教学的感受,作了第二版的修订工作。十分遗憾和深切悼念的是原副主编李运骥先生因病已于1985年不幸逝世,不能再参加第二版的修订工作。与第一版相比,本版的修订原则和特点有:

1. 整书分上、下两篇即昆虫生态学与害虫预测预报方法。既可供“昆虫生态及预测预报”课程使用,也可供“昆虫生态学”或“害虫测报原理和方法”两门课程使用。

2. 根据本科教材编写要求,加强了基础理论和方法的内容。尽量做到层次分明,与研究生课程在深度上有所区分。拓宽本科生知识面,在昆虫生态学中增加生态学的基本概念、理论、群落生态学、生态系统与系统分析、种型分化和生物地理学等内容。在写作上尽量做到少而精,从原来的62.1万字,缩减到42万字左右。

3. 注意与本科其他课程间的分工,避免重复。在上篇取消原第一章中昆虫几个生物学特性。个体生态学部分着重论述昆虫与环境条件间的关系和适应、调节机制。对种群生态学也作了某些精简。在下篇中,取消了生物统计方法及抽样技术等内容,以免与其他课程重复。

4. 根据近年来本学科的进展,在生态中增加了种群遗传学基本理论与概念、生物进化与适应、种下类群的分化等新内容。在预测预报方法中增加了中、长期预报方法。

第二版由张孝羲任主编,陈常铭任副主编,参编人员有程遐年、耿济国、张国安、费惠新。牟吉元教授和程极益教授为本书审稿者。我们还感谢曾为本书再版工作参加部分工作和对本书修订提出宝贵意见的各位先生。

由于编者学识、经验有限,在再版工作中,必然还存在某些错误和不足之处,恳切期望读者在使用过程中提出宝贵意见,以便修订。

编者

1995.12

## 序

《昆虫生态及预测预报》第一版作为全国农业院校试用教材于1985年出版。第一版参加编写人员有张孝羲(主编)、李运甃(副主编),还有陈常铭、廖顺源、耿济国、程遐年、张国安。1987年曾获国家教委优秀教材奖。第一版至今已经十年了。在此期间生态学已有不少进展,我们又收集了各方面的宝贵意见,加上我们自身教学的感受,作了第二版的修订工作。十分遗憾和深切悼念的是原副主编李运甃先生因病已于1985年不幸逝世,不能再参加第二版的修订工作。与第一版相比,本版的修订原则和特点有:

1. 整书分上、下两篇即昆虫生态学与害虫预测预报方法。既可供“昆虫生态及预测预报”课程使用,也可供“昆虫生态学”或“害虫测报原理和方法”两门课程使用。

2. 根据本科教材编写要求,加强了基础理论和方法的内容。尽量做到层次分明,与研究生课程在深度上有所区分。拓宽本科生知识面,在昆虫生态学中增加生态学的基本概念、理论、群落生态学、生态系统与系统分析、种型分化和生物地理学等内容。在写作上尽量做到少而精,从原来的62.1万字,缩减到42万字左右。

3. 注意与本科其他课程间的分工,避免重复。在上篇取消原第一章中昆虫几个生物学特性。个体生态学部分着重论述昆虫与环境条件间的关系和适应、调节机制。对种群生态学也作了某些精简。在下篇中,取消了生物统计方法及抽样技术等内容,以免与其他课程重复。

4. 根据近年来本学科的进展,在生态中增加了种群遗传学基本理论与概念、生物进化与适应、种下类群的分化等新内容。在预测预报方法中增加了中、长期预报方法。

第二版由张孝羲任主编,陈常铭任副主编,参编人员有程遐年、耿济国、张国安、费惠新。牟吉元教授和程极益教授为本书审稿者。我们还感谢曾为本书再版工作参加部分工作和对本书修订提出宝贵意见的各位先生。

由于编者学识、经验有限,在再版工作中,必然还存在某些错误和不足之处,恳切期望读者在使用过程中提出宝贵意见,以便修订。

编者

1995.12

# 目 录

序

绪言 .....	1
----------	---

## 上篇 昆虫生态学

第一章 昆虫生态学的基本概念 .....	5
第一节 “系统”的基本概念 .....	5
一、什么是“系统” .....	5
二、系统的状态 .....	6
三、系统的反馈机制 .....	6
第二节 限制因子的原理——生物对生活环境的忍受律和最低定律 .....	7
一、利比赫的最小因子定律 .....	7
二、谢尔福德的“耐受性定律” .....	8
三、限制因子的综合概念及其意义 .....	9
第三节 生态平衡及其应用意义 .....	10
一、生态平衡的机制 .....	10
二、生态平衡的实用意义 .....	11
第二章 有机体与生活环境 .....	13
第一节 生活环境的类别 .....	13
第二节 有机体及环境变量间的关系 .....	13
第三节 有机体与非生物环境 .....	14
一、温度 .....	14
二、湿度和降雨 .....	20
三、光和辐射 .....	22
四、气流和风 .....	25
五、小气候的影响 .....	25
第四节 有机体与土壤环境 .....	26
一、土壤温度 .....	26
二、土壤水分 .....	27
三、土壤空气 .....	28
四、土壤的理化性状 .....	28
第五节 有机体与生物环境间的关系 .....	29
一、食物链和食物网 .....	30
二、种间竞争和种内竞争 .....	31
三、密度制约效应 .....	32
四、生物因素对昆虫的生态效应 .....	34

第六节 生物对环境的适应——昆虫的休眠与滞育、扩散与迁飞 .....	35
一、昆虫的休眠与滞育 .....	35
二、昆虫的扩散与迁飞 .....	41
第七节 生物对环境的适应——生物钟、行为调节 .....	49
一、生物钟 .....	49
二、昆虫基本行为的适应 .....	50
第三章 种群生态学 .....	53
第一节 种群的基本特性与种群结构 .....	53
一、种群的基本特性 .....	53
二、种群的结构 .....	54
第二节 种群的空间分布型 .....	56
一、种群空间分布型的基本概念 .....	56
二、种群空间分布型的类型 .....	56
三、种群个体的离散频次分布方法 .....	57
四、种群聚集强度分析 .....	60
五、种群空间分布的动态过程及其形成原因 .....	66
第三节 昆虫种群的数量动态 .....	67
一、昆虫种群的数量动态类型 .....	67
二、种群的生长型 .....	69
三、种群生命表的组建 .....	73
第四节 种群的生态对策 .....	88
一、生态对策的类型及其一般特征 .....	89
二、栖境特性与生态对策的关系 .....	91
三、生态对策与种群动态 .....	92
四、生态对策与防治策略 .....	93
第五节 种群数量平衡及其调节理论 .....	94
一、生物学派 .....	94
二、气候学派 .....	95
三、综合学派 .....	95
四、自动调节学派 .....	95
五、自然调节的进化意义 .....	96
第六节 种间关系 .....	97
一、种间竞争 .....	97
二、捕食者与猎物间关系 .....	100
第四章 群落生态学 .....	110
第一节 生物群落的概述 .....	110
一、生物群落的概念 .....	110
二、群落的基本特征 .....	111
三、群落的命名 .....	112
四、群落生态学的研究内容 .....	112
第二节 群落的结构 .....	112

一、垂直结构 .....	113
二、水平结构 .....	115
三、时间结构 .....	116
四、营养结构 .....	116
五、群落交错地区和边际效应 .....	119
第三节 群落的演替 .....	119
一、演替的概念及其产生 .....	119
二、群落演替理论：整体论 .....	120
三、演替的个体论：简化论 .....	122
第四节 群落的种间关系、相似性及排序 .....	123
一、种间关系 .....	123
二、相似性的测定 .....	125
三、群落的排序 .....	126
第五节 群落多样性与稳定性 .....	128
一、群落多样性的概念和类型 .....	128
二、群落多样性梯度等级及其决定因素 .....	131
三、群落稳定性的概念 .....	133
四、群落稳定性和多样性关系 .....	134
第五章 生态系统与系统分析 .....	136
第一节 生态系统的基本概念及农业生态系统的特点 .....	136
一、生态系统的概念 .....	136
二、生态系统的基本结构 .....	137
三、生态系统中的生产和分解过程 .....	140
四、生态系统的类别 .....	141
五、农业生态系统的特点 .....	142
第二节 生态系统中的能流 .....	143
一、能量来源 .....	143
二、生态系统的能流模式 .....	144
三、能量和热力学定律 .....	146
第三节 生态系统中的物质循环 .....	147
一、水循环 .....	147
二、气体型循环 .....	149
三、沉积型循环 .....	152
四、再循环途径和循环指数 .....	154
第四节 生态系统中的信息流 .....	155
一、物理信息 .....	155
二、化学信息 .....	155
第五节 生态系统的生产力 .....	157
一、初级生产力 .....	157
二、次级生产力 .....	162
第六节 系统分析 .....	165
一、系统分析的概念 .....	165

二、模型及其分类 .....	167
三、建立模型的方法 .....	170
四、灵敏度分析 .....	172
第六章 种的分化及生物地理 .....	175
第一节 种的分化及生物型 .....	175
一、种的分化 .....	175
二、生物型 .....	176
第二节 隔离对种的分化和物种形成的作用 .....	178
一、隔离在种型分化中的重要性 .....	179
二、地理隔离 .....	179
三、内在的生殖间隔 .....	180
四、物种形成方式 .....	181
第三节 生物的进化与适应 .....	181
一、进化理论的历史发展过程 .....	182
二、现代进化论 .....	183
三、进化的机制 .....	183
四、基因库、基因频率和基因型频率 .....	184
五、自然选择的类型 .....	186
六、适应 .....	188
第四节 昆虫的地理分布及世界生物地理分布区域 .....	189
一、昆虫的地理分布 .....	189
二、世界生物地理分布区域 .....	191
第五节 中国昆虫区系的划分 .....	193

## 下篇 害虫预测预报方法

第七章 害虫预测预报方法 .....	199
第一节 害虫测报的概况 .....	199
一、农作物害虫预测预报的目的和意义 .....	199
二、农作物害虫预测预报的类别 .....	199
三、害虫预测的方法 .....	200
四、我国害虫测报工作的进展 .....	201
第二节 发生期预测 .....	202
一、发育进度预测法 .....	202
二、期距预测法 .....	211
三、有效积温预测法 .....	212
四、物候预测法 .....	216
第三节 发生量预测 .....	217
一、有效基数预测法 .....	218
二、气候图预测法 .....	219
三、经验指数预测法 .....	221



四、形态指标预测法 .....	223
第四节 迁飞性害虫的预测方法 .....	224
一、迁出区虫源预测 .....	225
二、迁入区虫源预测 .....	225
第五节 害虫危害程度预测及产量损失估计 .....	226
一、蛀食性害虫造成的损失估计 .....	227
二、食叶性害虫造成的损失估计 .....	229
三、刺吸式害虫造成的损失估计 .....	230
第八章 数理统计预报方法 .....	233
第一节 回归模型的建立和应用 .....	233
一、常用名词 .....	233
二、变量之间的统计关系 .....	234
三、相关分析与回归分析 .....	235
四、选取预报因子的原则 .....	235
五、线性相关与一元线性回归预测式的建立和应用 .....	236
六、曲线回归预测式的建立和应用 .....	239
七、多元回归模型的建立和应用 .....	244
八、逐步回归分析方法 .....	248
第二节 时间序列分析方法在害虫测报中的应用 .....	256
一、时间序列的概念与特征 .....	256
二、方差分析周期外推预报法 .....	258
三、周期图分析预报方法 .....	261
四、平稳随机时间序列预报方法 .....	262
五、线性混合回归模型的建立方法 .....	264
第三节 灰色系统预测及灾变分析 .....	265
一、灰色系统的基本概念 .....	265
二、灰色系统预测模型的类型 .....	266
三、灰色系统理论建立模型的特点 .....	267
四、生成数的计算 .....	267
五、GM (1, N) 模型的建立 .....	268
六、GM (1, 1) 模型的建立 .....	271
七、灾变预测 .....	273
第四节 列联表分析方法在害虫测报中的应用 .....	278
一、用列联表分析方法预报害虫发生情况的步骤 .....	278
二、列联表的制作方法 .....	278
三、预报要素划分等级的方法 .....	280
四、利用列联表分析进行多因子多级预报 .....	282
第五节 其他统计预测方法 .....	287
一、判别分析在害虫测报中的应用 .....	287
二、马尔科夫链预报方法 .....	294
三、模糊数学方法在害虫测报中的应用 .....	296
附表 .....	300

一、 $t$ 值表 (两尾)	300
二、 $F$ 检验的临界值 ( $F_{\alpha}$ ) 表 (一尾)	301
三、符号检验表	306
四、秩和检验表	306
五、相关系数检验表	307
六、 $\rho$ 和 $r$ 对照表	307
七、等级相关检验表	308
八、 $\chi^2$ 分布表	308
九、复相关系数检验表	309
十、多重比较中的 $q$ 表	310
十一、随机数字表	312
十二、 $x = \sin^{-1} \sqrt{p}$ 变换表	314
主要参考文献	316

## 绪 言

昆虫生态学的起源、发展与整个动、植物生态学的发生发展是不可分割的。生态学研究的内容，虽然由于狩猎、捕鱼、集食等活动的需要而在人类的自然史和发展史中早有记载。如我国蝗虫和水、旱的关系最早记录于公元前 707 年的《春秋》一书中，但生态学观念的发展，直至应用于人口学以前，是很缓慢的。Craunt 1662 年最早认识到出生率、死亡率和人类种群年龄结构对人口数量估测的重要性，并首次用来预测。他指出，在无迁入的情况下，英国伦敦人口可在 64 年后翻一番。Leeuwenhoek 1687 年第一个研究了昆虫的理论增殖率，计算出 1 对埋葬虫经 3 个月后，可生产 746496 头的结果。后来，Malthus 1798 年的《人口论》，以及 Darwin 1859 的自然选择和适者生存等概念都使生态学的观点得到迅速发展。但是给生态学下一个明确的定义，还是在 1869 年为德国的生物学家 Haeckel 所创造，他认为“生态学是研究动物与其他生物的和非生物的环境总关系的科学”。这个定义有很广泛的含义，以至大多数生物科学都与生态学有关。后来虽然又有不少科学家先后给生态学下过不同内容范围的定义，但 Haeckel 的定义还是比较广泛地为人们所接受的。至 20 世纪 30 年代后，随着数学、物理学、电子技术及系统科学的发达和渗透，生态学得以向深度和广度迅速发展。总结其发展的特点有：

1. 从描述生态向实验生态及物质定量方面发展 19 世纪以前大多是以野外调查资料来描述自然界动物、植物的组成和演替现象，是描述生态阶段。19 世纪末到 20 世纪初实验生态得到发展，如研究动、植物的发育积温，人工气候与动、植物生长、发育、生产力间的关系等，至今仍为重要的研究手段和领域。随着数学、物理、化学、电子技术、系统科学的发展，愈来愈重视物质的定量工作，包括研究宏观的数量结构变动和微观的化学量变动，如生态系统中的生产者、消费者和分解者之间物质循环的能量关系、化学信息关系、生物量关系，以及构成食物链的各个种群在时间、空间的变化量，等等。能流是衡量系统结构和功能效力的标准，以能流为基础可以将能量、物质、劳力和价值等这些不同性质的单元联系起来，便于建立一个地区系统的模型。

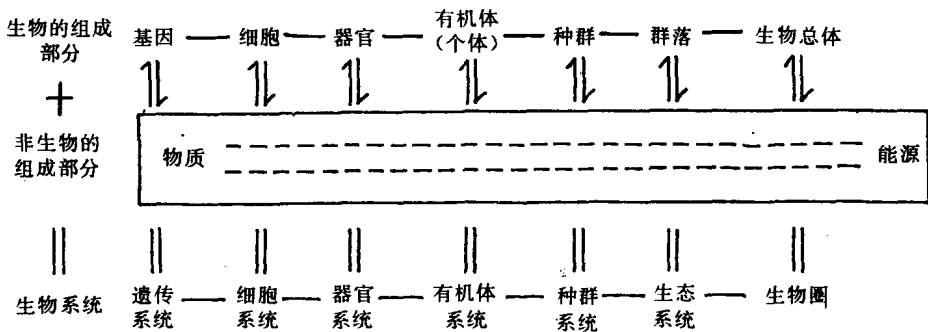
2. 从个体向复合系统的广度发展 生态学逐渐从个体生态向种群生态、群落生态和生态系统的研究方向发展。从认识个体适应性发展到认识系统的结构、功能和生产力，既是方法论上的发展，也是认识论上的提高。群体决不是个体的简单累加。同样，生态系统也不是种群或群落的简单集合，每高一级的单元，都有它自己独特的结构特性，正如农田、森林、湖泊江河是一种亚生态系统，它们通过相互影响作用，构成了一个大的生态系统。

3. 协同进化论观念的发展 有机体与环境条件之间的关系不是独立的或相互对立的，而是一种协同进化的关系。把环境看作资源，有机体通过复杂的生理代谢过程，与环境之间相互补充资源。因此，一种生物的进化决不是孤立的，而是与环境资源共同进化的结果。

只有不断地、有计划地培养环境资源，才能长期地、稳定地发挥资源的作用。协同进化的观念不但是一个学术理论问题，而且也是一个生产问题，它正影响着生产管理设计的指导思想，成为国内外农业绿色革命的重要理论之一。

4. 向多学科性方面发展 学科间的相互渗透是现代自然科学发展的特点。最主要的标志是生态学与系统科学相互渗透，应用系统学的理论、方法研究和分析生态学问题，形成了系统生态学；生态学与其他生物科学相互渗透，形成了遗传生态学、生理生态学、细胞生态学及形态生态学等，从而推动了生物科学的发展；生态学与近代自然科学相互渗透，形成了数学生态学、物理生态学、化学生态学；生态学与地理科学相结合，形成了海洋生态学、湖沼河川生态学等；生态学与其他应用科学相结合，形成了农业生态学、土壤生态学、森林生态学、草场生态学等；生态学与社会活动、社会经济学相结合，出现了经济生态学、污染生态学等，促进了环境科学的兴起。因此，现代的生态学已不是单一的植物生态学及动物生态学，它有着向多科学分支方向发展的新趋势。

从生态学的发展情况出发，Odum 1971 年认为，现代生态学的范围，应当看作各种有机体水平与相应的物理环境（能源和物质）相结合，而形成了不同水平的特定的功能系统。所谓的有机体水平，一般可分为群落、种群、个体、器官、细胞、基因，或称为生物系列（biological spectrum）。系统可作为各组成部分有规则地相互作用、相互依赖而形成的一个整体。特定功能系统也可称为各种水平的生物系统（biosystem）。生物系列、环境与特定的功能系统间的关系，如下图所示。



生物系列、非生物环境与生物系统间的关系图

(据 Odum 1971 年图修改)

马世骏 1979 指出“生态学是一门多学科的自然科学，它研究生命系统与环境系统之间的相互作用规律及其机理”。这种建立在生态学最新理论基础上的解释，自然对生态学本身也提出了更高的标准。所谓生命系统，就是自然界具有一定结构和调节功能的生命单元，如动物、植物和微生物。生命系统可分为七个层次，其系统的行为在空间、时间、物质流、能流和信息方面都比其他任何系统复杂得多。所谓环境系统，就是自然界的光、热、气体、水分及其他有机和无机元素，相互作用所共同构成空间。它们直接或间接地起着相生、相克和分解、组合的作用。因此，环境中任何一个成分的作用都不同程度地带有其它成分的影响。

必须指出，这些系列或系统之间没有固定的划分界线，如个体不能长时期地脱离种群

而生存，器官也不能长时期地离开有机体而存活。但一般习惯的划分是有机体（个体）以上的系统为生态研究的范畴。也不能认为某一水平比另一水平重要或更有科学价值，或更高深些，等等。因为每一系列或系统都有其独特的内容和研究方法，都是组成整个生命系统所不可缺少的环节。还必须指出，虽然一个水平的科学进展将有助于其他水平的研究进展，但某一水平的所有研究内容并不能完全解释或解决另一水平中的现象和问题。因此，常不必等待从左向右的顺序式的研究，而应在可能范围内齐头并进地对这些生物系统开展研究。

昆虫生态学是整个生态学中的一个重要部分，其研究进展与整个生态学的发展是完全一致的。一般在 50 年代以前偏重于个体生态的研究，60 年代后开始发展到研究昆虫种群生态、生物群落和系统生态。特别是在 70 年代后，由于环境保护和害虫综合治理工作的广泛开展，更显得不能孤立地研究昆虫生态，而是要向综合性更强的方向开展工作，研究昆虫种群、群落与其周围生物的和非生物的环境系统间的种种联系和规律，即向生态系统和生物圈的方向发展。

害虫预测预报是要求在害虫发生前预先估测其未来的发生期迟早、发生数量多少、对作物危害的轻重以及分布、扩散范围等；并在掌握一定时间和空间范围内害虫数量变动规律的基础上，再进一步研究出便于群众掌握的测报指标和方法。而要进行害虫预测预报工作，就要求不但要有丰富的生态学基础知识，而且要有一定的生理学、生物学和数理统计等知识。与预测预报有关的生理、行为等生物科学主要有：昆虫的发育生物学，包括对昆虫生长、变态、休眠和滞育等特性的研究；昆虫的繁殖生物学；昆虫行为学；昆虫的迁飞和扩散以及昆虫种群的结构、群体分布和生长型等。要研究和拟订正确的测报办法，必须采用正确的调查抽样和试验方案，对所得的数据资料还必须运用正确的统计分析方法加以整理、分析，才能得出并找到符合实际的结论和办法。



# 上篇 昆虫生态学

## 第一章 昆虫生态学的基本概念

### 第一节 “系统”的基本概念

现代生态学的最重要标志之一是系统科学与生态学相互渗透，用系统科学的基本理论和方法来研究和分析生态学问题，从70年代以来，如Odum或马世骏对生态学定义的订正中，也可以看到充满着“系统”的概念。以下简要地介绍系统学的基本概念。

#### 一、什么是“系统”

系统是由许多相互作用又相互联系的物质单元或成分的集合体，它们之间相互依赖又相互制约，成为一个整体。如人的身体是一个系统，它是由许多相互作用，又相互依赖的许多器官组成。又如一架电视机是由许多电子元件和许多线路系统所组成。而这些器官或电路系统又是相互分离的亚系统。如人体的神经系统、消化系统、循环系统、呼吸系统等。所以，系统又是由许多离散的亚系统所组成。

系统具备的属性有：

1. 系统的整体性 系统虽是由许多离散的亚系统所组成，但它们之间却又集合成为一个具有一定功能的整体。正如人体是由神经系统、循环系统、呼吸系统等等各具有独特的功能和结构的器官系统集合而成为一个整体。但这种亚系统间的集合，并非其属性简单的累加关系。一般情况，系统的属性总是多于组成它的各亚系统在孤立状态时的属性的和。但当系统的本质、结构或协调不良或失控时，系统对某些属性也可能有缩小的作用。另外有些属性如系统的可靠度等是不可累加的属性。因此，系统对累加或不可累加的某具体属性在数量上可起到放大、缩小或中性的作用，这取决于这一具体属性的本质、系统的结构以及其内部协同作用的强弱。因此，作为人工系统来说，系统的功能或总体效果最优的关键，主要是对组成各元素间的合理组织和协调控制。

2. 系统的界限和功能 系统都有一定的范围，但这种界限的划分，一是根据系统本身所具有的功能，也根据人们所研究的对象而定。例如分子生物学家可视细胞为其研究系统的界限，生理学家则以器官为界限，行为学家以有机体为界限，生态学家则可以种群、生态系统甚至生物圈为界限。但不论界限如何划定，系统必定具有显明的功能，也是与其他系统区分的标志。作为人工系统来说，还必须有一定的目的性。如农田生态系统的控制要达到持续农业的综合效益（社会、经济、生态效益）的水平。

3. 系统的有序性 有序原则体现在系统内部的层次结构。层次原则揭示着系统内部各组成成分间存在着“包含”、“隶属”、“支配”、“服从”等传递关系。表现了系统内部各组成

分间是按一定有序原则存在于各层次结构中。例如稻田有害生物系统是由水稻、病虫害等有害生物、天敌昆虫和微生物、传播病虫害的媒介生物等组分组成，害虫亚系统又按各生态发育阶段组成亚亚系统。而稻田有害生物系统又是整个水稻农业生态系统的一个组分。这种层次结构关系是决定于各组成分间的本质和功能和对时空的关系。因此，我们在分析一个系统问题时必须注意到上下左右各部分的协调关系。

4. 与环境的融和性 系统的有序性也反映在系统外部与环境的融和性。人们常将所研究的对象作为系统的中心，而除此以外的一切均视作为环境。假如我们研究一个害虫种群问题，则可将此种群以外的一切非生物成分和其他生物成分，甚至种群内各个体间的关系均视为环境。系统与环境间总是不断地交换物质、能量和信息，也即环境对系统有输入，而系统又向环境有输出。环境的输入有时会扰乱系统的稳定性，而系统本身又对环境输入的扰乱有一定的调节或耐受能力，但如果输入的强度超过了其耐受的限度，则将对系统有扰乱甚至毁坏的作用。

## 二、系统的状态

特定时间或空间下系统的状况称为系统的状态 (state of system)。随时间、空间而变动的系统的组成成分称为变量 (variables)，用来表征系统的状态时则称为状态变量 (state variables)。系统常有成百上千个组成成分或属性，有些属性是不常变动的或通常都有的，而另一些则为变动的，或对此系统有代表性的，后者显然是更为重要，我们常要选择和描述少数这样的状态变量来代表该系统的状态。例如在种群研究中常选用内禀增长率、世代平均寿命、生存率等状态变量来表征或与其他种群系统相比较。

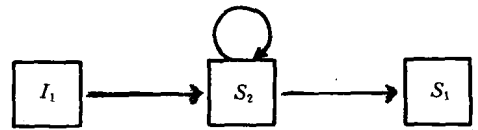


图 1.1 状态变量的流程图  
状态变量 ( $S_2$ ) 受其他状态变量 ( $S_1$ )、  
环境输入  $I_1$  及其本身的影响

在相当长时期内状态变量保持恒定状态则称为静态系统，如埃及的金字塔。实际上自然的和农业生态系统均为动态系统，即在一定特定时间间隔开始和结束时的状态变量都是有变化的。变化可有三种可能性，即结束时较开始时增加 (+)、减少 (-) 或无变化 (0)。这种变异的途径和数量是决定于与其他状态变量间的关系、环境的输入或其本身的功能 (如图 1.1)。

常用箱 (框) 图来表示这种流程各组成成分数量间的变量关系 (图 1.2)

变量间趋势或数量间关系的 (+)、(-) 或 (0) 决定于二个变量间变异的过程或机制的正负或无的函数性质或功能。对这种函数关系有的已研究清楚并可代入一定的函数式或系统模型，而有的却至今尚未研究清楚，则可以“黑箱”处理之，即只考虑输入与输出变量实际测量值间的变动关系。



图 1.2 一个基本的箱 (框) 图

## 三、系统的反馈机制

系统除受外界环境的输入影响外，还受系统本身的自我控制的影响。也即一个系统在



其发展变化过程中可影响其本身的动态或行为。当某一输出的状态变量又反过来变为输入变量而影响到状态的动态时，称为反馈现象（反馈回路）(feedback loop)。反馈可以是简单的，即只通过一个过程或二个状态变量间的关系。但通常反馈是复杂的，即要通过插入多个过程或多个状态变量间的关系后再反馈回来。

反馈有正 (+) 和负 (-) 之分，正反馈 (positive feedback) 则为所有输出变量对初始变量的刺激或干扰均有加强的性质。所以，其结果是随着时间的推移，输出反应或变量持续地增加，又可称为自我强化的性质。如种群在无限环境下的数量呈几何增长状态。正反馈现象只需很小的初始变量便能得到极大的最终输出。负反馈 (negative feedback) 为最终的输出变量反过来对初始变量的刺激或干扰作用起到削弱或衰减的作用。结果是使整个状态过程恢复到原来的状态。所以负反馈对系统的动态起到十分重要的作用，可使输出的产物达到恒定或一致的状态，对系统具有自控的性质，使系统保持相对平衡，或可消除外来干扰而使产物达到预定的目的。这种现象普遍存在于自然或人工的系统内。如种群密度自然增长过程中的密度控制效应。在最初时随着时间的推移，在环境提供的食物和空间下种群密度作正反馈现象呈几何增长趋势。但当密度增长达一定限度时，由于资源的限制，种内个体间竞争加剧而发生了负反馈机制，使输出变量下降，以致恢复到原来的密度水平。所以，在一系列的反应箱之间只要有一个（或奇数个）的反应过程为负反馈机制时，整个链群为负反馈（图 1.3）。

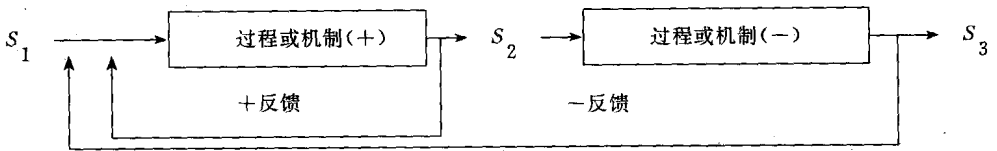


图 1.3 系统的反馈控制示意图  
 $S_1, S_2, S_3$  为状态变量

## 第二节 限制因子的原理——生物对生活环境的忍受律和最低定律

生物的个体或某类群的生存和繁荣均与其生活的环境条件相联系，生物将从综合的环境条件中获得必要的能量、营养、水分、空气和其他物质。这些环境条件虽然是多种多样的，而且常常是变化多端的，但是在稳定状态的情况下，当某种或几种基本物质的可利用量最接近于所需要的临界最小量时，这种或这些基本物质便将成为一个“限制因子”。

关于限制因子的概念或原理均有一个研究和发展过程。

### 一、利比赫的最小因子定律 (Liebig's Law of minimum)

关于限制因子的概念最早由德国农业化学家贾斯特斯·利比赫(Justus Liebig)1984年提出，用以阐明植物的诸多营养因素中的重要因素的概念。他发现，作物的产量并非非常